

Biotopmønstrrets betydning for forekomsten af vilde dyr og planter

En ø-teoretisk synsvinkel

Agger, Peder Winkel; Brandt, Jesper; Jensen, Søren Mark; Ursin, Martin

Publication date:
1982

Document Version
Tidlig version også kaldet pre-print

Citation for published version (APA):
Agger, P. W., Brandt, J., Jensen, S. M., & Ursin, M. (1982). *Biotopmønstrrets betydning for forekomsten af vilde dyr og planter: En ø-teoretisk synsvinkel*. Roskilde Universitet. Publikationer fra Institut for geografi, samfundsanalyse og datalogi. Forskningsrapport Bind 24

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain.
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal.

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact rucforsk@kb.dk providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.



Fig. 5.: Design-principper for biotopmønstre.



BIOTOPMØNSTRETS BETYDNING FOR FOREKOMSTEN AF VILDE DYR OG PLANTER – en ø-teoretisk synsvinkel.

Biotopgruppen:

Peder Agger

Jesper Brandt

Søren Mark Jensen

Martin Ursin

	FORM		mindre mangfoldighed færre opportunister færre specialister store artsantal
	AREALVARIATION		store mangfoldighed store artsantal
	TRÆDESTEN		mindre mangfoldighed store opportunister store artsantal
	KORRIDOR		mindre mangfoldighed færre opportunister store artsantal
	SPREDNINGSMET		mindre mangfoldighed færre opportunister store artsantal
	TRUNKERING		store mangfoldighed færre opportunister store artsantal
	HABITATDIVERSITET		store mangfoldighed store artsantal
	BESKYTTELSESZONE		store opportunister store artsantal
UNGE BIOTOPER	ALDER	GAMLE BIOTOPER	store opportunister færre specialister store artsantal
PLANTER ELLER BIOTOPER AF SAMME (EN) ALDER	ALDERSVARIATION	ALDERSSPREDNING I BIOTOPER SÅVEL SOM TRÆER	store mangfoldighed store artsantal
PLANTEDE OG ETABLEREDE BIOTOPER	HISTORIE	RESTER AF OPRINDELIG NATUR SELVØRDET OG SPONTANE NATURFÆNOMENER	store mangfoldighed store opportunister store artsantal

FORORD

Der forekommer et gab mellem den overordnede generelle teoretiske økologi og økologiens anvendelse i forbindelse med naturforvaltning. Forvaltningen er ofte henvist til alene at støtte sig til et mere empirisk funderet kendskab til biotopernes naturindhold og arternes nichekrav og spredningsevne.

Der savnes således på den ene side en mere empirisk baseret teori og på den anden side en mere forvaltningsmæssigt operationel beskrivelse af naturen, når denne skal forvaltes.

Det foreliggende arbejde er et forsøg på at mindske dette gab. Det er udarbejdet i forbindelse med projektet "Udviklingen i agerlandets småbiotoper i Øst Danmark" på Roskilde Universitetscenter. Og dets direkte sigte er at levere et bidrag til udviklingen af anvisninger og konkrete redskaber til brug for en mere aktiv økologisk planlægning i det åbne land i Danmark. Hovedvægten ligger i en diskussion af ø-teoriens anvendelsesmuligheder i denne forbindelse.

Biotopgruppen

Roskilde Universitetscenter, marts 1982

Biotopgruppen består af: Peder Agger, Jesper Brandt, Søren Mark Jensen og Martin Ursin.

BIOTOPMØNSTRETS BETYDNING FOR FOREKOMSTEN AF VILDE DYR OG
PLANTER - en ø-teoretisk synsvinkel.

Biotopgruppen, RUC marts 1982

INDHOLDSOVERSIGT:

1.	Indledning.....	3
2.	Tidligere studier,	4
3.	Ø-teoriens hovedindhold og belysning af problemer ved teoriens anvendelse på agerlandsbiotoper	5
3.1	Immigration og extinction	5
3.2	Artsrigdommens afhængighed af ø-størrelsen og af- stand til nabo-øer	6
3.3	Forskellige arters krav til biotopens minimums- størrelse	8
3.4	Relationen mellem rand-og kernezone/habitat- diversitet	9
3.5	Arternes spredningsevne, barriere kvalitet og -størrelse	11
3.6	Katastrofer	12
3.7	Økosystemernes modenhed	13
3.8	Relaxationstid	13
4.	Ø-teoriens anvendelse som redskab ved landskabs- økologiske studier	14
4.1	Konkrete eksempler på ø-teoretiske undersøgelser ..	16
5.	Udviklingen i arternes spredningsmuligheder i agerlandet	18
6.	Principper for planlægning af biotopmønstre	24
7.	Referencer	27

1. INDLEDNING

Forekomsten af bestande af vilde dyr og planter er primært bestemt af, hvorvidt arterne på en given lokalitet får opfyldt deres nichekrav. Det kan dreje sig om krav til biotiske faktorer såsom kvalitativt og kvantitativt tilstrækkeligt fødeudbud, redemateriale, skjulesteder eller krav til størrelse og variation af abiotiske faktorer såsom temperatur, fugtighedsforhold.

På en given lokalitet kan niche-kravene være tilgodeset i varierende omfang for de forskellige arter. For nogle bestande vil kravene være opfyldt i vid udstrækning, de vil være levedygtige - dvs. reproducerende - på stedet. Medens lokaliteten for andre artsbestande udgør en supoptimal habitat. Dvs. niche-kravene kun delvist er tilgodeset, og bestandens permanente forekomst forudsætter en jævnlig tilførsel af individer fra nabo-lokaliteter.

Alle lokaliteter undergår forandringer. Set i et længere tidsperspektiv kan der være tale om en naturlig successionsudvikling, ændringer i makroklimatiske forhold mv. Set i et kortere tidsperspektiv kan der være tale om f.eks. en særlig hård vinter, en tør sommer eller om antropogene påvirkninger i form af f.eks. afbrænding eller hugst af vedvegetation, gødskning. For nogle bestande vil sådanne ændringer udgøre "katastrofer", der resulterer i arters uddøen på stedet. Arternes evne og mulighed for såvel at indvandre på lokaliteter, som til at genindvandre efter at bestandene her, som følge af en "katastrofe" har været udryddet i kortere eller længere tid, bliver således af afgørende betydning for arternes forekomst i naturen.

I det følgende skal spredningsmulighedernes betydning for arternes forekomst i afgrænsede områder diskuteres nøjere med henblik på at føre disse overvejelser frem til en form, der kan gøre dem anvendelige i forbindelse med forståelse af artsindholdet i og forvaltningen af de små naturområder i de danske landbrugsområder, agerlandets småbiotoper.

2. TIDLIGERE STUDIER

Spredningsproblematikken kan angribes udfra ihvertfald to metodisk principielt forskellige angrebsvinkler.

For det første kan den enkelte arts iboende spredningsevne (dispersal kapacitet) studeres i relation til dens spredningsmuligheder i et givet område. Aut-økologiske studier af enkeltarters biotopbundethed, vandringsevne, barrierer og korridorer for spredning foreligger for en lang række arter dyr og planter i arbejder, som ikke skal refereres yderligere her (se f.eks Mader (1980), Hansen og Jensen (1972), Pollard and Hooper (1979), Kneitz and Rotter (1977), Pollard and Relton (1979), Thiele (1977)).

For det andet kan spredningsproblematikken angribes udfra den synsvinkel, hvor man anlægger et mere overordnet syn (over artsniveau) og betragter artsrigdommens afhængighed af biotopernes størrelse og indbyrdes placering. Historisk er sådanne syn-økologiske arbejder i første omgang gennemført i forbindelse med studier over artsrigdommen på øer. Det har her været muligt at opstille en række lovmæssigheder, der er føjet sammen i en teoribygning, som her samlet kan kaldes ø-teorien. Siden har ø-teorien været forsøgt anvendt også på andre områdetyper end øer i snæver geografisk forstand.

Fra dansk side foreligger flere nyere arbejder, der søger at anvende ø-teorien dels til at forklare artsrigdommen i givne biotoper, dels til at opstille principper for hvorledes biotoper bør bevares/etableres for at skabe et mønster, der er hensigtsmæssigt i forhold til den for et givent område fastsatte naturforvaltningsmæssige målsætning.

Således har H.H. Lassen (1975) forsøgt at beskrive artsrigdommen af ferskvandssnegle i 86 danske damme og søer. Fenchel (1978) har påpeget, at ø-teoretiske overvejelser kan bringes i anvendelse i naturforvaltningen. En diskussion som B. Muus (1981) yderligere har søgt konkretiseret siden. E. Wancke (80) har anvendt ø-teorien i beskrivelsen af udbredelsen og dynamikken i kildevegetation. Endelig er der på universiteterne udført en række specialearbejder (H.J. Nielsen vedr. artssammensætningen indenfor de eenkimbladede planter i en række østjyske småsøer, (AU 78), Ø-gruppen vedr. udvalgte dyre- og

plantegrupper forekomst i 30 mergelgrave på Roskildeegnen (RUC 80), C. Rørdam og T. Møller vedr. spredning af dyr og planter til en række nordsjællandske vandhuller (KU 82)).

Derudover foreligger der en række nyere arbejder af lignende indhold fra andre lande, herunder V. Tyskland, Sverige og Norge, som der vil blive refereret til i det følgende.

3. Ø-TEORIENS HOVEDINDHOLD OG BELYSNING AF PROBLEMER VED TEORIENS ANVENDELSE PÅ AGERLANDSBIOTOPER

3.1 Immigration og extinction

Den centrale antagelse i ø-teorien (som først beskrevet af MacArthur og Wilson 1967) er, at artsrigdommen på en ø er bestemt af en balance mellem to modsatrettede processer h.h.v en forsvinden - uddøen (extinction) og en tilførsel af arter som følge af indvandring (immigration). Immigrationen (og dermed balancepunktet) er primært bestemt af, hvor isoleret øen er i forhold til andre øer eller fastlandet, hvorfra mulige immigranter kan ankomme. Extinctionen (og dermed igen balancepunktet) er primært bestemt af bestandenes størrelse som igen er bestemt af øens størrelse. (Se fig. 1.).

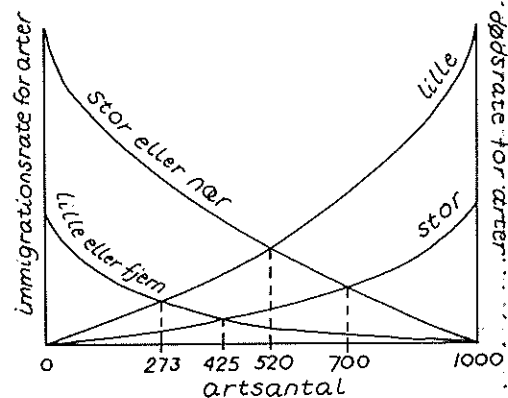


Fig. 1. Artsantallets bestemthed af immigration og extinction.
Øverste kurver: Øer som har et relativt højt artsantal, enten fordi de ved at ligge nær på fastlandet har en ringe grad af isolation, eller fordi de i kraft af deres størrelse har store bestande, der i mindre grad er udsat for extinction. Nederste kurver: Den modsatte situation, dvs. fjernt fra fastland beliggende, relativt stærkt isolerede øer med lav immigration, eller små øer med små bestande med høj extinctionsrate. (Gengivet efter Muus 1981).

Så længe der ikke er ankommet nogen art til øen må extinctionsraten være nul, og da samtlige arter i regionen i denne situation må være potentielle immigranter, må immigrationen her være maksimal. Jo flere arter der så siden ankommer til øen, des flere vil der være, som har muligheden for at uddø igen - extinctionsraten vokser, og des færre arter vil der være tilbage i regionen, som endnu har muligheden for at optræde som immigranter - immigrationsraten aftager. Når der er mange arter på øen vil populationerne være relativt mindre og dermed stå i større fare for at uddø, derfor formodes extinctionskurven i reglen at være konkav opad. Alle arter har ikke den samme spredningsevne, relativt flere (hurtigspredende)arter vil ankomme i begyndelsen af kolonisationsperioden, derfor formodes immigrationskurven i reglen at være konkav opad.

Da naturen også på land er heterogen i tid og rum (eng: spatiotemporal-heterogen), kan de i ø-teorien indeholdte lov-mæssigheder forventes at have gyldighed også på andre områder end øer i geografisk forstand. Antager man, at et hvilket som helst relativt afgrænset homogent område i princippet har isolat-karakter, medfører det, at en bestemmelse af artsindholdet altid må indeholde et ø-teoretisk aspekt. I det følgende vil ordet habitat-ø (Mader 80, Diamond 75) blive anvendt som betegnelse for et relativt homogent afgrænset område, hvor arterne kan opretholde bestande, omgivet af områder hvor det er vanskeligt (eller slet ikke) kan klare sig, og som derfor udgør barrierer for spredningen.

En stor del af de senere års ø-litteratur angår habitat-øer. F.eks. beskriver de tidligere nævnte danske arbejder ikke øer i havet men søer i agerlandet, og Svensson (78) og flere andre (bl.a. Forman, 82) anvender ø-teorien på skove.

3.2 Artsrigdommens afhængighed af ø-størrelsen og afstand til naboøer

Hvis man indenfor samme region sammenligner artsantallet på øer med samme habitatsdiversitet men af forskellig størrelse, vil man finde, at artsantallet (S) i reglen tiltager med stigende areal (A) på en måde, der kan beskrives som:

$S = cA^z$; eller efter en logaritmisk transformation

$\log S = \log c + z \log A$;

Hvor c er en område- og artsgruppe specifik konstant.

Konstanten z , der angiver hældningen i det logaritmiske plot, varierer for øer normalt mellem 0.20 og 0.35, og for prøveflader (ikke-øer) inde i et større område f.eks. på fastlandet, hvor spredningsbarriererne normalt vil være mindre markante er z væsentligt lavere (mellem 0.12 og 0.17) (MacArthur og Wilson 67). Estimat af z -parametrens størrelse kan anvendes til at vurdere, om hvorvidt isolationsmekanismer er udslagsgivende i artsrigdommens fordeling i en gruppe af habitatøer indenfor en given region.

Relationen mellem artsantallet og arealstørrelsen betyder groft sagt (med en z -værdi på 0.30), at en formindskelse af en habitat-ø til 1/10 vil betyde en halvering af artsantallet, og omvendt vil man f.eks. i en hårdt rationelt og ikke særlig faunavenligt drevet skov ved udlægning af en tiendedel af skoven som reservat ("urskov" eller såkaldt nul-parcel) kunne forvente en artstilgang, der i betydelig grad kan overstige, hvad man udfra reservatets relative størrelse umiddelbart kunne forvente.

I fig. 2. er vist 3 eksempler, hvor denne model er anvendt i beskrivelsen af fuglefaunaens fordeling på forskellige habitat-øer.

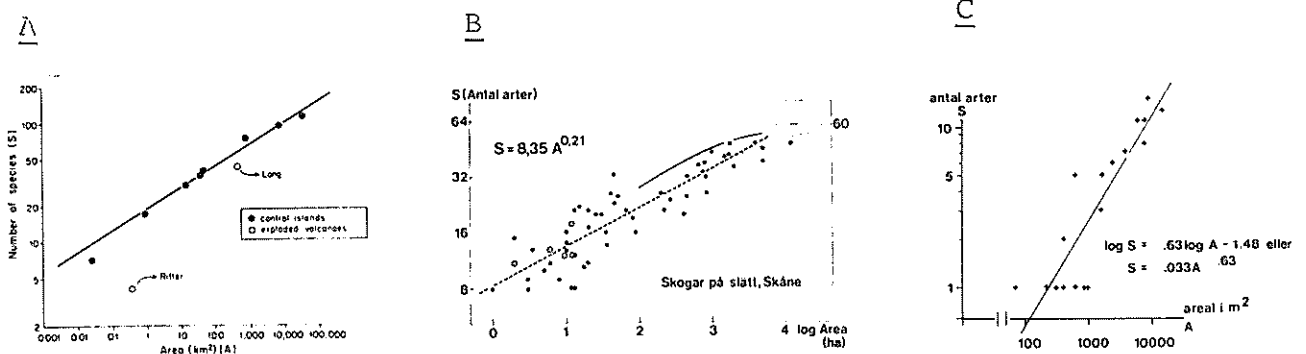


Fig. 2. Tre eksempler på artsantal/ø-areal relationer.

A. Fugle på øer ved New Guinea efter Diamond 75, B. Fugle i i skånske skove efter Svensson 78, C Fugle i agerlands-biotoper i et 4 km² stort landbrugsområde med ialt 22 moser og mergelgrave. Hornsherred, fra en pilotoptælling i 1979 (Biotopgruppen, upubl.)

3.3 Forskellige arters krav til biotopens minimumsstørrelse

Spørgsmålet om, hvormange arter man finder på en given ø, vil udover af øens grad af isolering også være bestemt af, om den overhovedet er stor nok til, at kunne bære levedygtige bestande af de arter, der måtte ankomme som immigranter til øen.

For flere arter er der empirisk påvist en kritisk minimumsstørrelse for habitat-øer, hvorunder arten ikke forekommer, desuagtet at de øvrige niche krav synes at kunne tilfredsstilles. Dette påviser Svensson (78) for en række skovfuglearter i Skåne, Ole Have Jørgensen (73) for ynglende vandfugle i søer i Djursland og Hansen m.fl. (81) for danske ferskvandsfisk. Men for nogle arter synes en sådan kritisk minimumsstørrelse at mangle eller snarere at være så lav, at den er uden praktisk betydning. F.eks. vides padden at kunne forekomme i vandhuller helt ned til få kvadratmeter (Skriver 81, Beebee 81). Ligesom undersøgelser viser at mange træer ikke stiller krav m.h.t. mindste-arealer (Forman 82).

Eksistensen af en kritisk minimumsstørrelse af habitatøen for visse arter gør det umuligt umiddelbart at vurdere deres isoleringsgrad udfra S/A-plots for små habitatøer. I disse tilfælde kan man fremfor at sammenligne habitatøer af forskellig størrelse drage sammenligninger mellem habitatøer af samme størrelse men af formodet forskellig isoleringsgrad. Af denne grund må den meget store hældning i fig. 2.C, tolkes som et udslag af de involverede arters krav til kritisk minimumsstørrelse af habitatøerne (eller forskellig habitatdiversitet øerne imellem) og ikke som indikation for en kraftig isolering.

Det må formodes, at en række fiske-, fugle- og pattedyrarter - især topprædatorer - kan have krav til habitatsstørrelser, som ligger over størrelsen af agerlandets småbiotoper. Det betyder at influxen af opportunistiske arter fra de omgivende marker må formodes at kunne få artsantallet til at stige mere i de mindste småbiotoper end i de større, bl.a. fordi de mindste er for små til at bære de predatorer, som ellers findes i området (Mader 81).

Det vil således være en nødvendig forudsætning for ø-teoriens konkrete anvendelse, at arternes præcise habitat-areal-

krav klarlægges v.h.a. aut-økologiske studier. En viden herom vil således kunne indgå ved afgørelsen af i hvilken udstrækning der er tale om isolerings-situationer for de forskellige arter.

3.4 Relationen mellem rand- og kernezone / habitat-diversitet
Habitat-øer har som regel en indre relativt stabil zone (kernezone), som ligger centralt i biotopen beskyttet af en yderzone (randzonen), som i højere grad direkte er udsat for påvirkninger fra omgivelserne, det være sig naturligt forekommende miljøpåvirkninger f.eks. i form af klimasvingninger eller antropogene påvirkninger f.eks. i form af støj, biocider, afbrænding mv.

I forhold til ocean-øerne, som udgjorde det empiriske grundlag for MacArthur og Wilsons opstilling af øteorien, udgør småbiotoperne i agerlandet væsentligt mindre biotoper - og randzonen har således her en relativt større betydning.

Randzonens store relative betydning betyder en øgning af ustabiliteten og dermed af sandsynligheden for at katastrofer for de forekommende organismer indtræffer, som ligger udover den i forvejen store risiko, som følge af at bestandene qua arealstørrelsen er små.

For nogle organisme grupper spiller rand- og kernezone relationerne en væsentlig rolle, for andre er betydningen mindre. Forman (82) undersøgte træ- og fugleindholdet i 30 små egeskove i korn- og bønnemarken i New Jersey og fandt følgende: Op til 1,5 ha.s størrelse af egeskovene steg diversiteten (artsantallet) af træarterne stærkt for ved større småskove at have en mindre stigning i artsantallet. Mens det for fuglefaunaen gjaldt at rand-arterne steg stærkt op til 1.5 ha skovstørrelse, hvorefter de havde en relativt mindre artsantalsstigning ved større habitater, mens kernezone-arter herefter tiltog videre i antal helt op til undersøgelsens største småskove på 24 ha.

Træarterne var således i mindre grad begrænset af bestemte skovstørrelser eller zone-relationer, og ingen træarter var begrænset til nogen speciel skovstørrelse. Dette i modsætning til fuglefaunaen, hvor 50 % af arternes forekomst var afhængig af en given minimum-skov størrelse.

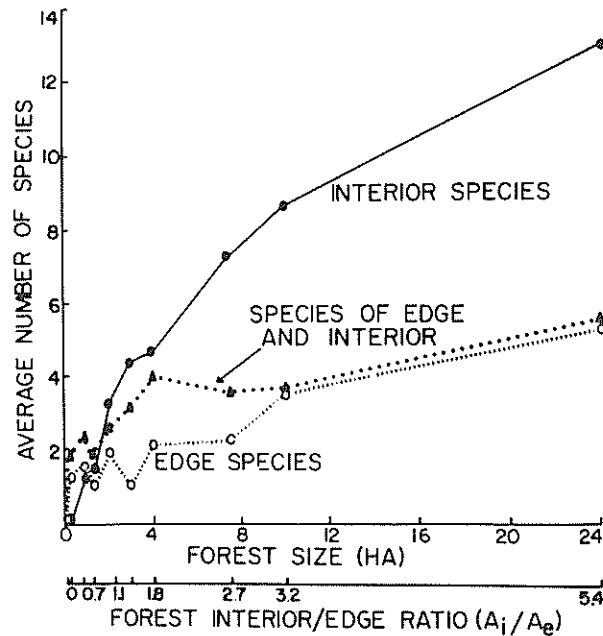


Fig.3. Antallet af h.h.v. kernezone- (interior species) og randzone fuglearter (edge species) plottet mod stigende skovstørrelse (logaritmisk plot). Egeskove i New Jersey, USA. Hvert punkt viser gennemsnittet af 8 tællinger. (Efter Forman 1982).

Øteorien forudsætter at sammenlignede habitat-øer har en ensartet habitatdiversitet - hvilket imidlertid sjældent vil forekomme i virkeligheden. Selv mellem de oprindeligt undersøgte oceanøer ville randzone-/kernezone-relationen være forskellige mellem de mindre og større øer. Fra flere forfatteres side er opmærksomheden henledt på denne svaghed ved teorien, og på behovet for en teoretisk videreudvikling, som kan indoptage disse forhold. (Maarel 1982).

Et andet problem knytter sig til det forhold at habitat-øerne i det danske agerland er meget forskellige, og homogene områder med bare en type (f.eks. mergelgrave) er sjældne. Barriere/immigrationsforholdene bliver dermed ofte uoverskuelige. Fordi en eventuel nabobiotop ikke rummer den samme habitatdiversitet vil den potentielle fællesmængde af arter afhænge af habitatkarakteren i de to øer som betragtes. Er det 2 mergelgrave er denne mængde stor. Er det en mergelgrav og en mose er den mindre. Er det en mergelgrav og en vildtremise er den mindre endnu, men stadig ikke nul osv.

3.5 Arternes spredningsevne, barrierekvalitet og -størrelse
Ø-teorien kan anvendes på det totale artsindhold eller oftere på en given artsgruppe (taxon) f.eks. planter, padder eller fugle. Givet er det, at det artsudvalg, man finder i en habitat-ø, vil være kraftigt præget, af den spredningsevne de i regionen forekommende arter besidder.

Ser man på de enkelte arter én for én, kan spredningsevnen variere betydeligt selv indenfor samme artsgruppe - ikke bare som hos visse insektgrupper, hvor nærtstående arter kan være h.h.v. vingede og vingeløse. Principielt må det antages at intet sæt af to arter har den samme spredningsevne. Dette begrænser den generelle ø-teoris anvendelsesområde.

Hvor spredningsevnen er den ene- er barrierestørrelsen den anden side af spørgsmålet om arternes spredning. I den generelle ø-teori, der angår øer i geografisk forstand, består barrieren af vand. Da det uden om øen beliggende vand for terrestriske arters spredning er meget homogent i sin funktion som barriere, kan isolationsgraden (barrierehøjden) antages at være proportional med den mindste afstand, som arterne skal overkomme for at nå frem til øen. For barriererne mellem habitat-øer på land er forholdene langt mere komplekse. Og den blotte metriske afstand kan kun forventes at være brugbart mål for isolationsgraden i visse simple situationer. F.eks. viser Mader (80) hvorledes en 6 meter bred asfalteret vej kan være en uoverstigelig barriere for en halsbåndmus (men ikke for en rødmus). Med dette eksempel og med henvisning til iagttagelser af, hvorledes en enkelt vejgennemføring i regnskoven kan være en vanskeligt overstigelig barriere selv for fugle, påpeger Mader, at arternes spredningsevne ikke bare er fysisk/motorisk betinget, men også betinget af etologiske forhold.

På denne baggrund må det forventes, at man i forbindelse med ø-teoriens anvendelse i det danske agerland, hvor hegn, skel, grøfter, veje, højspændingstraceer, jernbaner, byområder og vandløb deler arealerne op, ved undersøgelser af spredningsforholdene må supplere med omfattende undersøgelser/registreringer af barriere-karakteren rundt om de undersøgte habitat-øer.

I naturforvaltningen er der sjældent tale om, at man søger blot at opretholde en uspecificeret artsrigdom. Bevarelsen af bestande af et fåtal specifikke arter eller artsgrupper er langt hyppigere. Derfor kan de generelle ø-teoretiske overvejelser heller ikke af denne grund stå alene, men må suppleres med undersøgelser af de målsatte arters specifikke spredningsevne, og deres spredningsmuligheder i det aktuelle område.

3.6 Katastrofer

Katastrofer, i betydningen hændelser der udrydder bestanden af en given art på en given habitat-ø, spiller en central rolle i ø-teorien. Uden katastrofer ville en hvilkensomhelst ø uanset isoleringsgrad før eller siden komme til at rumme alle de for regionen og pågældende ø-størrelse mulige arter.

I den generelle ø-teori antages katastroferne at ramme tilfældigt men med samme sandsynlighed på de i regionen eksisterende bestande af en given art og bestandstørrelse. Om hændelsen vil få karakter af katastrofe eller ej varierer fra den ene bestand til den anden, idet det p.gr. af den individuelle variabilitet indenfor bestanden må formodes, at en hændelse hyppigere får katastrofale følger for små end for store bestande.

Den generelle ø-teori er udviklet i forbindelse med større ø-regioner i havet. Og de katastrofer, der her antages at være i værk, er naturbetingede. Ser man istedet på meget mindre habitat-øer på land, for slet ikke at tale om habitat-øer i tætbefolkede og opdyrkede områder, vil antropogene katastrofer spille en stor, men ofte svært forudsigelig rolle. Og der synes ikke at være nogen grund til at antage, at de optræder med samme sandsynlighed for de i regionen eksisterende bestande af en given art.

Naturbetingede katastrofer såsom udtørring, bundfrysning og lign. vil i danske agerlandsbiotoper være suppleret med/fremmet af antropogene katastrofer såsom afbrænding, utilsigtet sprøjtning med biocider og vandforurening.

I nogle dele af landet vil småbiotoperne p.gr. en intensiv vetetabilsk produktion være klart mere udsatte for biocidpåvirkning end i mere kvægrige egne. Tæt ved større byer vil der i visse regioner blive foretaget tilplantninger til biotoper-

ne af jagthensyn osv. Selv i samme område vil landmanden ofte have en forskellig praksis overfor småbiotoperne f.eks. vil på en ejendom, hvor der findes flere vandhuller, i reglen kun det ene anvendes som recipient for fast affald, hvorimod de andre går fri. Påvirkningen af biotopen fra den ene ejendom til den næste vil iøvrigt variere alt afhængig af landmandens jagtinteresse, alder, syn på naturen, økonomi, maskinpark etc.

Den relativt uensartede påvirkning af de forskellige småbiotoptyper - indenfor typerne og mellem regionerne nødvendiggør således dels et regionalt kendskab til landbrugsudviklingen, dels en biotoptypedifferentieret indfaldsvinkel ved praktisk anvendelse af ø-teorien.

3.7 Økosystemernes modenhed

Udover de allerede omtalte modifikationer m.h.t. en direkte anvendelse af den generelle ø-teori skal føjes endnu et forhold, som kræver opmærksomhed. Som anført af Gorman (79) er det en forudsætning for ø-teoriens anvendelse, at de øer, der sammenlignes, rummer en moden flora/fauna, subsidiært flora/fauna på samme successionstadiet. Dette krav synes indlysende i og med, at det absolutte antal af arter i en given biotop undergår store forandringer, efterhånden som økosystemet gennemløber de forskellige successionsstadier frem til klimaks. Dette krav er formentlig ofte opfyldt, hvor man sammenligner store øer i store regioner, men vil i mindre grad være opfyldt, hvor man arbejder med små biotoper i det danske agerland. Dog gælder det for en del biotypers vedkommende, at de har en relativ ens alder - dødishuller, oldtidsminder (fra sten-, jern- eller bronzealderen), moser, mergelgrave (fra 18-tallets merglingsperiode, mens andre f.eks. ruderater, banedæmninger, tilgroede diger, rabatter, grusgrave m.v. er unge og af meget varierende alder.

3.8 Relaxationstid

Diamond (75) diskuterer spørgsmålet om, hvornår en given art igen indfinder sig efter en katastrofe, og mere generelt hvad de tidsmæssige dimensioner (relaxationstiden) er, for at artsantallet i en habitat-ø når frem til balancepunktet, hvor immigrationsraten er lig extinctionsraten. Udfra studiet af

af større øers geologiske historie når han frem til den tilsyneladende generelle lovmæssighed at relaxationstiden øges med stigende arealstørrelse.

Samtidigt anfører han, at hvor en habitat-ø er blevet splittet op eller reduceret til een eller flere mindre habitat-øer, vil der gå en vis tid før artsantallet har indstillet sig på den ny situation. Småbiotoperne i det danske agerland er dels opstået ved en opsplitning af tidligere oprindelige naturområder, dels, og det gælder hovedparten af biotoperne, blevet etableret eller kraftigt påvirket i forbindelse med landbrugsdrift indenfor de seneste 100-200 år.

Relaxationseffekten kan formentlig, når planterne tages med i betragtning først vise sig efter meget lang tid måske århundrededer. I engelske hegn, som oprindeligt har været dele af skovområder, kan endnu flere hundrede år efter, findes typiske skovarter, arter som det vides vanskeligt kan etablere sig i hegn. Lignende forhold må principielt forventes at gøre sig gældende hvor små-søer, små skove og engstumper som tidligere var del i mere vidtstrakte skov-, eng og moseområder idag ligger tilbage som isolerede habitat-øer i agerlandet. Spørgsmålet om relaxationstid har også aktualitet i forbindelse med den generelle fjernelse af biotoper. Dette øger isolationsgraden for de tilbageværende biotoper og dermed nedsættes immigrationsraten. Uden at det kan angives hvor hurtigt, må man dog herudfra forvente, at den artsforarmelse, som de resterende biotoper påføres, ikke behøver at vise sig umiddelbart.

4. Ø-TEORIENS ANVENDELSE SOM REDSKAB VED LANDSKABSØKOLOGISKE STUDIER

Som det fremgår af det foranstående, er det forbundet med flere problemer at anvende den generelle ø-teori til at beskrive artsrigdommen i - og isolationsgraden af - agerlandets småbiotoper.

Følgende forhold som vanskeliggør brugen af ø-teorien kan opsummeres:

- Småbiotoperne har generelt en arealstørrelse som for visse især arter på et højt trofisk niveau - ligger under deres krav til minimums - habitatareal, hvilket vanskeliggør en direkte vurdering/udregning af habitat-øernes isoleringsgrad udfra oplysninger om areal og artsindhold.
 - Der er tale om relativ stor randzone i forhold til kernezoneareal i småbiotoperne, hvilket dels har varierende effekt på forskellige organismegrupper, dels giver teoretiske problemer i forbindelse med habitat-diversitet, hvis ensartethed netop er en af ø-teoriens centrale forudsætninger .
 - Der er tale om meget heterogene spredningsbarrierer i agerlandet. Det bevirker, at der sjældent er noget simpelt forhold mellem artsantallet i habitat-øerne og den geografiske afstand til kildeområderne. Dette betyder, at der i forbindelse med konkrete studier må suppleres med landskabsstudier, som inddrager ledelinjer og grader af barrierers effektivitet.
 - Agerlandets småbiotoper udsættes som hovedregel for antropogene påvirkninger med en vis systematisk og regionalt varierende men for den enkelte biotop vanskeligt forudsigelig karakter, i modsætning til en mere ensartet tilfældig påvirkning af ocean-øerne. Dette kræver et kendskab til de konkrete påvirkninger af de undersøgte biotoper.
 - Agerlandets småbiotoper repræsenterer et broget spektrum af successionsstadier og biotoptyper, hvilket vanskeliggør sammenlignende ø-effektstudier af forskellige småbiotoper. Dette kræver et kendskab til habitaternes alder og karakter.
- Et indgående kendskab til den regionalt varierende landbrugsudvikling, en række aut-økologiske studier af arters spredningskapacitet, krav til minimums-habitatarealer m.v. vil sammen med konkrete undersøgelser af spredningsbarrierer, biotopaldre, antropogene påvirkninger m.v. være nødvendige forudsætninger for en konkret anvendelse af teorien.

I det følgende vil vi kort omtale nogle af de forsøg der er gjort på at beskrive naturindholdet i habitat-øer i landbrugsområder på vore breddegrader.

4.1 Konkrete eksempler på ø-teoretiske undersøgelser

Svensson (78) har undersøgt fuglefaunaen i skånske skove. Han finder en klar sammenhæng mellem artsantaller og de enkelte skoves størrelse (se fig. 4) i dette skov "arkipelag". Skønt de enkelte skove kun er adskilt fra hverandre af få kilometer ned til få hundrede meter, finder han en z-værdi på 0.21, som skulle indikere en vis omend svag isolering. Men da det samtidigt er explicit, at "arkipelaget" rummer adskillige skove, der er så små at spørgsmålet om arternes kritiske minimums-krav til habitat-ø-størrelse griber forstyrrende ind, kan den ved hjælp af z-værdiens størrelse anførte indikation af isolering næppe tillægges nogen betydning.

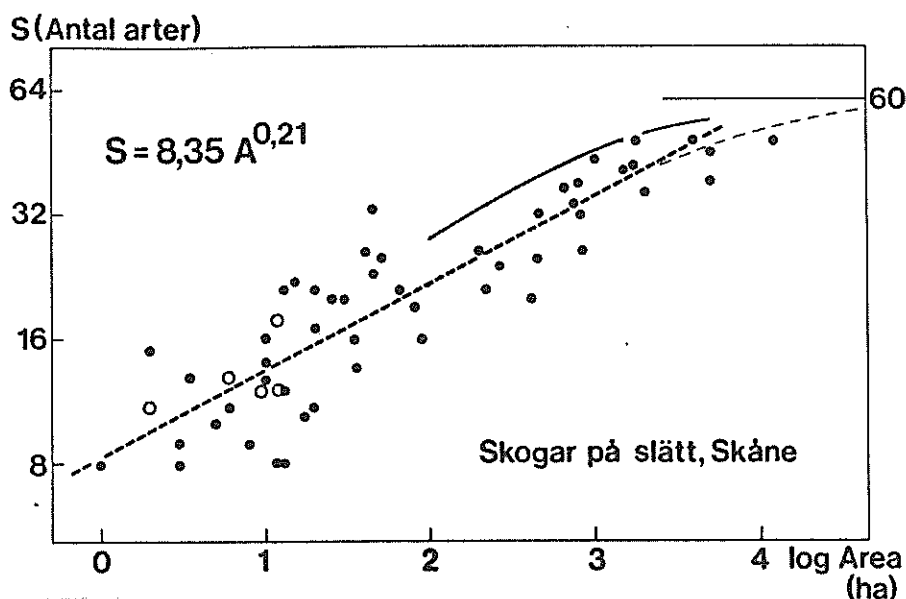


Fig.4. Antallet af fugle i skånske skove plottet logaritmisk mod disses areal. Regressionsligningens hældning, z er 0.21; Efter Svensson 1978.

Svensson finder, at den enkelte skov må være mindst 5 km^2 for at kunne fastholde 50% (30 arter) af de egentlige skovarter og 72 km^2 for at kunne fastholde 90%. Endvidere kan han iagttagelse, at særligt mange arter indfinder sig, når størrelsen stiger fra 0.5 til 1 km^2 , hvilket han finder stemmer overens med Formans m.fl (76) iagttagelser fra Maryland, der fandt, at en skov væsentligt skulle overstige 40 ha (0.4 km^2) for at kunne rumme en "nogenlunde fuldstændig" skovfuglefauna (Svensson 78).

Mere overbevisende gør Svensson brug af ø-teorien, hvor han underkaster den almindelige ryle en nøjere undersøgelse. Da han kender dødeligheden og frugtbarheden, er han istand til at beregne, med hvilken sandsynlighed bestande af forskellig størrelse vil uddø (se fig. 5)). Han når rent deterministisk

frem til, at en bestand, hvis den skål have mere end 95% chance for at overleve indenfor 20 år, skal være på 4 par. Efter denne fastsættelse af størrelsesordenen og efter at have taget højde for fluktuationer i dødsraten fra det ene år til det andet ender han med at fastsætte et antal på 10 par, som størrelsen for en rimeligt overlevelsedygtig bestand (i Skåne svarende til et revir på 100 ha eller mere).

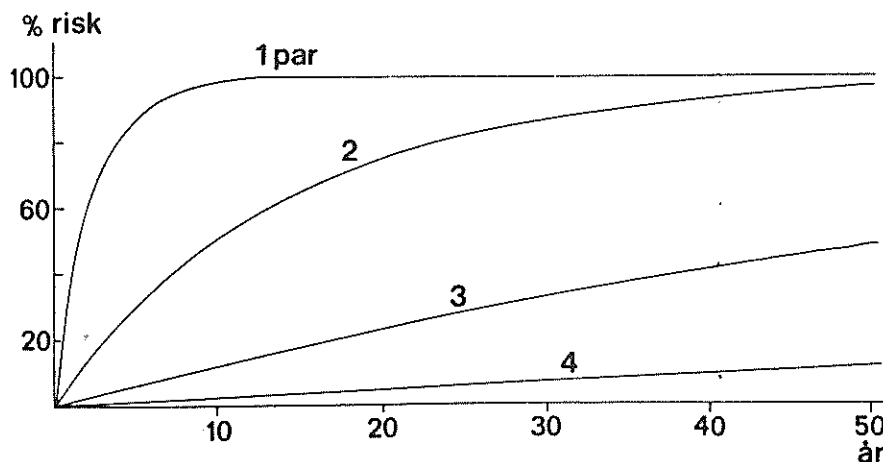


Fig. 5. Faren for at bestande af forskellig størrelse af almindelig ryle uddør. (Svensson 78).

H.S. Nielsen (79) undersøgte forekomsten af eenkimbladede planter i en række østjyske småsøer. Han finder via beregning af dissimilaritetsindex frem til, at en afstand mellem biotoperne på mere end 3-4 km giver en tilfældig fordeling af arterne. Over kortere afstande derimod har afstanden en synlig betydning for artssammensætningen.

Ø-gruppen har undersøgt, hvorvidt artsantal indenfor udvalgte taxoner i 30 mergelgrave i et nogetlunde homogent landbrugsområde syd for Hedehusene i Roskilde Amt kunne korreleres med disses størrelse og indbyrdes afstand, og dermed antyde om hvorvidt isolationsmekanismer var i funktion i overensstemmelse med ø-teorien.

I dette preliminaire arbejde udvalgte taxoner eller grupper af arter udfra hensynet dels til med sikkerhed at kunne observere de udvalgte arters forekomst, dels til at nå en sikker artsbestemmelse. Endeligt udvalgte grupperne så at arter med formodet ringe spredningsevne blev repræsenteret. Undersøgelsen omfattede : Træer og buske (77 arter), mus (5), spidsmus

(2), løbebiller (42), bænkebidere (4), landsnegle (5), padder (4), igler (6), fimreorme (2), vandbænkebider (1), vandplanter (14).

M.h.t. det forventede forhold mellem artsantal og habitatøernes areal ($S=cA^z$) kunne dette kun vises for træer, løbebiller og landsnegle og for igler, fimreorme og landsnegle taget under et. Det forventede forhold mellem artsantal og afstand optrådte i materialet kun for landsneglenes vedkommende, antydende at mere en 100 meter dyrket land mellem biotoperne, er en for artsantallet udslagsgivende barriere for spredningen af gruppen (havesnegl, lundsnegl, busksnegl og kratsnegl).

De væsentlige årsager til den ringe overensstemmelse mellem teori og emperi i denne undersøgelse anses at være de i afsnit 4, angivne begrænsninger, som kan forventes ved ø-teoriens anvendelse til at forklare artsindholdet i agerlandsbiotoper. Desforuden gjorde det ringe artsantal i de enkelte taxoner, en ringe variation m.h.t. habitatøernes størrelse og indbyrdes afstand det vanskeligt at opnå nogen sikker bestmmelse af de indgående parametre (c og z).

Rørdam og Møller (82) har valgt et andet forsøgs-design til at belyse de samme forhold. Istedet for at undersøge et samlet områdes totale population af vandhuller for indenfor dette først at påvise arts/areal forholdet og siden at søge at påvise afstandseffekt, har de udvalgt to områder, der er nogenlunde ensartet m.h.t. størrelse af søer indenfor- og imellem områderne, og kun forskellige ved at afstanden imellem øerne i det ene område er nogenlunde jævnt 300 meter og i det andet 600 meter.

Foreløbige iagttagelser i forbindelse med denne undersøgelse synes at vise et noget klarere billede end det Ø-gruppen nåede.

5. UDVIKLINGEN I ARTERNES SPREDNINGSMULIGHEDER I AGERLANDET

Flere undersøgelser viser samstemmende, at en række af agerlandets småbiotoper er på retur. Bedst undersøgt er forholdene omkring vådområderne. Her viser Have Jørgensen for Vejle Kommune, Peter Skriver for Århus Kommune, Byrnak m.fl. for om-

råder i h.h.v. Hornsherred og Øst Møn og Fog og Berger i hovedstadsregionen, at vandhullerne i den sidste snes år er gået tilbage i antal med i gennemsnit 0.5-1% per år. Byrnak m.fl. samt Fog og Berger viser endvidere, at det især er de mindste vandhuller, der er gået tilbage. Iøvrigt viser alle andre småbiotoptyper (bortset fra beplantninger med pyntegrønt) en vigende tendens (Byrnak m.fl.).

Udviklingen synes at være den samme i landbrugsområderne i nabolandene. F.eks. nævner Beebee (81), at de midtengelske dugdamme (dew ponds) i den sidste snes år er reduceret med 70% i antal og andre damme (farm ponds) i antal 30%. Også Rutzats og W. Haber (82), og Pollard og Hooper (79) dokumenterer tilsvarende tilbagegange i h.h.v. V.Tyskland og England.

Samtidigt med disse kvantitative ændringer i biotopmønstret er der i de omgivende dyrkede flader sket en lang række ændringer, som på forskellig måde yderligere begrænser dels vilde dyr og planter eksistensmuligheder i markerne, dels skærper/forhøjer barriererne for arternes spredning mellem habitat-øerne.

Pape Møller (81), som der stort set refereres fra i det følgende, angiver i en oversigt over fuglenes forhold i landbrugsområder følgende faktorer som havende væsentlig betydning:

Fald i arealer med rodfrugter, brakmarker og vintergrønne marker

Fra 1945-77 er kornarealerne tiltaget med 40% og græsarealerne er aftaget med en tilsvarende procentsats. Denne udvikling synes at være fortsat siden. Arealet med roer er i samme periode aftaget ligeledes med 40% og kartoffelarealet med 67%.

Græsarealernes betydelige nedgang angives, både at skyldes nedgang i arealer udenfor omdrift (vedvarende enge og græsmarker strandenge og fællede) og græsarealer under omdrift. M. Würtz Jensen (81) angiver således at strandengene alene i Århus Amt er gået tilbage med 80% fra 1870 til idag. Dette har betydet væsentlige nedgange i bestandene af en lang række fuglearter, der er knyttet til landbrugsområder, formodentlig mest drastisk for engfuglefaunaen. Almindelig ryle, brushane og mosehornugle menes således næsten helt at være forsvundet

fra ferske enge, og engsnare, vibe, dobbeltbekasin, rødben, engpiber og gul vipstjert synes at være ved at forsvinde. Fog og Berger (81) angiver indskrænkninger i græsarealerne, hvor padderne fouragerer omkring vandhullerne, som en af de tre væsentligste årsager til denne dyregruppes markante tilbagegang i de senere år.

Indskrænkningen i rodfrugtarealer har formodentligt betydet, at stor præstekrave næsten helt er forsvundet, og rastende bestande af jernspurv og engpiber er formentlig gået betydeligt ned af denne årsag.

Indskrænkningen i brakmarkerne formodes at have betydet betydelig nedgang for stor præstekrave, toplærke, stenpikker og rastende flokke af hjejle og pomerandsfugl.

Manglende sædskifte

Endvidere betyder det manglende sædskifte og den stadigt mere udbredte eensidige dyrkning af byg på samme arealer år efter år en eensretning af plantesamfundene, en forringelse af jordens struktur med tendens til enkelt-korns-struktur, hvorved mikrofaunaens livsvilkår i jordbunden forringes. Og udbredelsen af kornafgrøder betyder, at stadigt større arealer ligger hen som nogen jord vinteren over, hvorved en stor del af fuglefaunaens fourageringsmuligheder er væsentligt forringet i den i forvejen mest fødefattige del at året (en tendens der i de allerseneste år i nogen grad modvirkes af den tiltagende anvendelse af byg som vinterafgrøde). De vintergrønne marker, der også yder redeskjul om foråret, er især af betydning for de jordlevende arter, sanglærke og bomlærke (K. Lauersen 80).

Dræning

Lidt over halvdelen af de danske landbrugsjorde er idag drænet. Allerede i 1881 var 17% drænet. I de seneste årtier er omfanget af nydræninger formentlig aftaget. Især dræning af engområder medfører en udtørring, der bevirker en ustabil tilgang af smådyr, der tjener som føde for arter som engsnarre, vibe, dobbeltbekkasin, rødben, almindelig ryle, brushane og gul vipstjert blandt de ynglende, og for stær og hjejle blandt trækgæsterne. Bestandene af alle de nævnte arter antages at være påvirket i negativ retning af dræningen.

Markafbrænding

Især i tresserne og begyndelsen af 70'erne var afbrænding af den efterladte halm på markerne efter høsten en udbredt foreteelse. Der er næppe tvivl om, at denne praksis har negativ effekt på flora og fauna. De direkte skader på faunaen synes dog at være en del mere begrænsede, end man umiddelbart skulle antage (Halm 1977), idet de fleste dyrearter kan unddrage sig branden enten ved at søge skjul i jorden eller ved at ty til striber i marken, som er beliggende mellem de brændende halmstriber. De væsentligste direkte gener synes idag at være utilsigtet afbrænding eller svidning af vegetationen i småbiotoperne (biotopgruppen 82). Den sandsynlige negative effekt på bestandene i nedbryderkæderne af, at de øvre jordlag gennem markafbrændingen unddrages humusstoffer er endnu kun påvist i begrænset omfang (Halm 1977).

Øget anvendelse af biocider

Den stærkt øgede anvendelse af herbicider har især ramt forekomsten af vilde planter i markerne. En egentlig nedgang i mængden af ukrudt har ikke kunnet konstateres (Pape Møller 80). Men der er generelt sket en tiltagende ensretning og en forskydning fra flerårige til enårige ukrudtsarter (Haas og Streibig, 80). Ændret sædskifte, øget gødskning og mekanisering har været medvirkende årsager.

Herbicidernes effekt på faunaen er dårligt undersøgt. Men for pesticidernes vedkommende kendes en lang række direkte akutte forgiftninger og tilfælde af effekter af gifte akkumuleret og magnificeret i fødekæderne, hvor den især tidligere har ramt toprovdyr, såsom rovfugle.

Øget anvendelse af kunstgødning

Effekten af den stærkt stigende anvendelse af kunstgødning er for fuglenes vedkommende dårligt belyst. Derimod er der flere iagttagelser af en negativ effekt på bestandene af akvatiske organismer i agerlandets vådområder, hvor eutrofiering kan have en negativ effekt bl.a. ved at vegetationen vokser op og skygger for vandets opvarmning, hvorved f.eks. paddernes ynglesucces kan anfægtes (Rørdam og Møller (82), Ø-gruppen (80), Fog og Berger (81)). Tilsvarende har eutrofiering effekt på

floraen, hvor mange arter fortrænges af få næringselskende - nitrofile - arter i skel, grøftekanter og skovbryn (Rutzats og W. Haber 82). Løjtnant (80) angiver, at netop den submerse (neddykkede) vegetation i ferskvand er en af de mest udryddelsestruede større plantegrupper i Danmark.

Skade ved trafik og arbejde i markerne

Den stadigt mere hyppige trafik i markerne i forbindelse med bearbejdning af jord og afgrøder, betyder at drab ved sammenstød med maskinerne er en stadig større risiko især for de i markerne rugende fugle (lærke, vagtel, agerhøne og fasan) foruden hare og rådyr. Samtidigt betyder den hyppigere trafik med stadigt større og tungere maskiner en sammenpresning af de øvre jordlag - en fortættet sål 30-60 cm under overfladen - der nedsætter jordboende organismers eksistensmuligheder.

- Samlet kan det konstateres at den intensive og i stigende grad på det enkelte brug ensidige landbrugsproduktion først og fremmest resulterer i generelt forringede levevilkår for vilde planter og dyr på marker og i småbiotoper. - Men herudover bevirker landbrugsudviklingen dels et direkte fald i landskabets biotopindhold og dels at spredningsbarriererne for planter og dyr vokser som funktion af produktionsudviklingen og de forøgede afstande mellem de resterende biotoper.

Ser vi på artsmønstret, kan der skelnes mellem de forandringer, der alene kan forventes af biotoptabet og den dermed forbundne tiltagende isolering af de resterende, og de forandringer der skyldes ændringer i påvirkningen af de omgivende marker og af småbiotoperne. Da de sidste forandringer er mangeartede og allerede delvis gennemgået i det foregående, skal her blot de direkte med biotoptabet forbundne ændringstendenser omtales.

Da det især er de små og de våde biotoper der fjernes, undergår det samlede biotopmønster en relativ forskydning fra små mod større og fra våde mod tørre biotoper (Byrnak m.fl.80). Men tilbagegangen for faunaen og floraen i agerlandet (og i biotoperne) er på grund af de ovennævnte kvalitative forringelser af levevilkårene større end den procentuelle antals- og arealmæssige tilbagegang af småbiotoperne. Dette forhold illustreres klarest ved Fog og Bergers undersøgelse af paddebestandene i hovedstadsregionen.

Fra tidligere år (især 1940'erne) foreligger der registrering af padden på 525 lokaliteter og krybdyr på 80 lokaliteter, som igen undersøgtes i 1981. 44% af lokaliteterne var uforandrede, 33% lidt forandret, 11% meget forandret og 12% var helt forsvundet (af de små vandhuller var alene 26% forsvundet). Men på 2/3 af lokaliteterne var der en hel eller delvis tilbagegang af paddearter, og på ca. 1/2 af stederne var alle arter væk. Egentlig biotoptab kan således kun "forklare" en fjerdedel af paddelokaliteternes forsvinden.

Følgende generelle billede kan tegnes udfra Svensson (78), Mader og Mühlenberg (81), Mehlum (78) og Muus (81):

Når biotoper nedlægges, og afstanden mellem de resterende derved bliver større, nedsættes immigrationsraterne, hvorved artsantallet falder. Biotoperne rummer en blanding af arter knyttet til den biotop/naturtype som biotopen tilhører og af arter, som mere eller mindre er knyttet til de omgivende marker. Da disse sidste i mindre grad vil rammes af immigrationsvanskeligheder, vil biotoptabet tendentielt medføre en forskydning af artssammensætningen i biotoperne i retning af en tiltagende betydning af de mere eller mindre til markerne knyttede arter. Samtidigt vil de forøgede og vanskeliggjorte vanddringsveje mellem biotoperne relativt favorisere arter med stor spredningsevne.

En indskrænkning af biotopens areal vil yderligere betyde en forskydning mellem randzone- og kerneområder i biotopen til førstnævntes fordel. Randzonen der f.eks. for skovarter af løbebiller kan være på op til 40 meter (Mader og Mühlenberg 81) har på grund af indflydelse fra omgivelserne et andet og mere varierende mikroklima (større lysindstråling, vindpåvirkning m.m.) og dermed også andre mere tolerante flora- og faunaarter (euryøke - uspecialiserede arter med stor tilpasningsevne) i stedet for mindre tolerante arter (stenøke - arter med ringe økologisk amplitude og dermed ringere tilpasningsevne). I randzonerne er endvidere den antropogene indflydelse i reglen langt stærkere, hvorfor randzonen overvejende kun rummer arter, der er robuste overfor disse påvirkninger.

En opsplittning eller indskrænkning i en biotops areal vil generelt medføre, at bestandene i den bliver mindre. Dermed bliver biotopen udsat for højere extinctionsrate. Dette vil

i første omgang ramme de bestande, der i forvejen er små. Det er bestandene af toprovdyr ofte. Samtidigt kan indskrænkning af biotoparealet betyde, at dette kommer under visse arters kritiske minimumsstørrelse. Det rammer igen især ofte toprovdirene. Rovdyrs forsvinden kan endvidere åbne op for masseforekomst af de arter, der tidligere udgjorde deres bytte, hvorved dominansstrukturen i hele biotopens bestandsmønster yderligere forrykkes.

Følgende ændringer kan således forventes, som en følge af biotopforarmning og biotoptab.

En udvikling fra:

mange arter	mod færre urter
stenøke arter	mod euryøke arter
arter med lav spredningsevne	mod stor spredningsevne
mange små bestande	mod få store bestande
store arter med stort revir	mod små arter med mindre revir
specialister	mod generalister

Generelt indebærer udviklingen en relativ favorisering af tri-vielle opportuniste, de hurtigst spredende og almindeligste arter (de såkaldte R-strateger) på bekostning af de mange mere sjældne arter, der som specialister lever i små bestande i stabile miljøer (de såkaldte K-strateger).

Den kvantitavite forarmelse som er proportional med arealtil-
tilbagegange overlejres således af en kvalitativ forarmelse
af flora og fauna i de resterende biotoper.

6. PRINCIPPER FOR PLANLÆGNINGEN AF BIOTOPMØNSTRE

Flere forfattere beskæftiger sig med, hvorledes den udfra ø-biogeografien erhvervede indsigt kan omsættes til anvendeligt værktøj for naturforvaltningen. Herhjemme drejer det sig primært om Fenchel (78), Pape Møller (81) og Muus (81) og i udlandet har bl.a. Mader (81 og 82), Diamond (75), Svensson (78) og Mehlum (78) beskæftiget sig med emnet.

Fenchel (78) påpeger, hvorledes en række nyere teoretiske modeller (herunder ø-teorien) sjældent direkte kan give natur-

forvaltningen detaljerede anvisninger på løsningen af konkrete problemer, men at de har deres store værdi i at kunne give en generel forståelse og mulighed for at kunne forklare tilsyneladende komplekse fænomener udfra få simple antagelser. Dette er i overensstemmelse med de erfaringer, der har kunnet ridses op i de foregående afsnit.

Ingen af de her nævnte forfattere eller de refererede forsøg når frem til overbevisende resultat m.h.t. at få ø-teoriens modeller til at give en udtømmende beskrivelse af habitatøers artsrigdom på land. Nærmest kommer Svensson (78), men selv her er det et spørgsmål, hvilken betydning man kan tillægge den meget svage indikation for isolation, som hans data rummer. Derimod leverer Svenssons betragtningsmåde ligesom de øvrige forfattere og ø-teoriens i det hele taget en indsigt i nogle centrale flora- og faunafordelende forhold, som er af betydning for begribelsen af eksistensbetingelserne for organismerne, som omend endnu ikke i precise kvantitative modeller, så dog kan udtrykkes i en række kvalitative principper for naturforvaltning.

Muus (81) og Diamond (75) er de af de nævnte forfattere, der leverer de mest konkrete bud i den retning. Nedenfor angivne oversigt (fig. 6) er delvist baseret på disse kilder.

De i fig. 6 nævnte principper kan ikke tages for fastlåste anvisninger, som altid bør følges, men som principper for hvorledes artsrigdommen kan maksimeres i situationer, hvor "alt andet er lige". Afvigelse fra principperne må gøres, f.eks. hvor det netop er et eensartet mere eller mindre oprindeligt plantesamfund på f.eks. en hede, der ønskes bevaret fremfor et måske med tiden mere habitat-diverst område med en blanding af grusgrave, små søer og hedestumper. Ligeledes vil en opfyldelse af det ene princip i den konkrete situation ofte udelukke opfyldelse af det andet. Om det ene følges fremfor det andet må ofte afgøres udfra "common sence", fordi de mere precise oplysninger om pågældende biotopers artsindhold og de involverede arters spredningsevne i reglen endnu ikke er kendt.



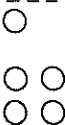






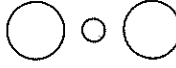

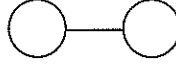
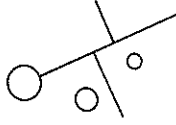
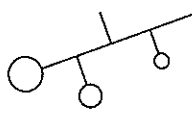
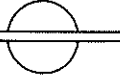
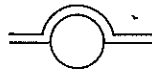




<u>DÅRLIGERE</u>		<u>BEDRE</u>	
	AFSTAND		lille afstand, store immigration, store artsindhold,
	STØRRELSE		stort areal, store bestande, mindre extinctionsrate, store artsindhold,
	FORM		mindre randzone, færre opportunister, flere specialister, store artsindhold,
	AREALVARIATION		store nicherigdom, store artsindhold,
	TRÆDESTEN		mindre barriere, store immigration, store artsindhold,
	KORRIDOR		mindre barriere, store immigration, store artsindhold,
	SPREDNINGSNET		mindre barriere, store immigration, store artsindhold,
	TRUNKERING		stort areal, store bestande, mindre extinctionsrate, store artsindhold,
	HABITATDIVERSITET		store nicherigdom, store artsindhold,
	BESKYTTELSESZONE		færre katastrofer, store artsindhold,
UNGE BIOTOPER	ALDER	GAMLE BIOTOPER	færre opportunister, flere specialister, store artsindhold,
PLANTER ELLER BIOTOPER AF SAMME (ENS) ALDER	ALDERSVARIATION	ALDERSSPREDNING I BIOTOPER SÅVEL SOM TRÆER	store nicherigdom, store artsindhold,
PLANTEDE OG ETABLEREDE BIOTOPER	HISTORIE	RESTER AF OPRINDELIG NATUR SELVGROET OG SPONTANE NATURFÆNOMENER	hjemmehørende arter giver flere nicher til andre arter, store artsindhold

Fig.6. Design-principper for biotopmønstre.

REFERENCER

- Beebee, T.J.C. (1981): Habitats of the British Amphibians (4): Agricultural lowlands and a general discussion of requirements. Biol. Cons. 21 (1981) 127-139.
- Biotopgruppen (1982): Udviklingen i agerlandets småbiotoper i Øst-Danmark. RUC Upubl.
- Byrnak, Jensen, Rasmussen og Ursin (1980): Agerlandets småbiotoper. Forskningsrapport No. 9. Publ. Institut for Geografi, Samfundsanalyse og Datologi, RUC.
- Diamond, J.M. (1975): The island dilemma: Lessons of modern biographic studies for the design of natural reserves. Biol. Conserv. (7), 129-146.
- Fenchel, T.M. (1978): Theoretical ecology and Natural Conservation. Natura Jutlandica Vol 20, 173-181.
- Fog, K. og F. Berger: (1981): En undersøgelse af padde- og krybdyr-lokaliteter i Hovedstads-regionen. Foreløbig status 1981. Udarb. af Natur og Ungdom for Hovedstadsrådet.
- Forman, T.T. (1982): Interaction among Landscape Elements: A Core of Landscape Ecology. Persp. Landsc. Ecology. Proc. of internat. Congress, Veldhoven, Holland 1981, 35-48.
- Gorman, M.L. (1979): Island Ecology. Chapman and Hall. N.Y.
- Halm (1977): Temanummer af Ugeskrift for Jordbrug, nr. 22-29.
- Haas, H. og J.C. Streibig (1980): Status over den vilde flora på danske marker og årsagerne til floraændringer i de sidste årtier. I Fredningsstyrelsen: Status over den danske plante- og dyreverden, 153-163.
- Hansen, Johansen og Rasmussen (1981): Fødegrundlaget for fiskeproduktionen i to små søer - samt forsøgsudsætning af spise fisk.. KU/RUC.
- Hansen, K. and J. Jensen (1972): The Vegetation on Roadsides in Denmark. Dansk Botanisk Arkiv.
- Jensen, M.W. (1981): Status over strandengene i Århus Amt. Fredningsinspektoratet i Århus Amt.
- Jørgensen, O.H. (1973): Ynglefugle i vandhuller på Djursland. Dansk Ornithologisk Forening, Tidsskrift Vol 69, 103-110.
- Jørgensen, O.H. (1979): Vandhuller og søer i Vejle Kommune. Dansk Ornithologisk Forening, Vejle Amt.
- Kneitz, G. und M. Rotter (1977): Die Fauna der Hecken und Feldgehölze und ihre Beziehungen zum umgebunden Agrarlandshaft. Waldhygiene B. 12. nr. 1-3.
- Lassen, H.H. (1975): The Diversity of Freshwatersnails in View of the Equilibrium Theory of Island Biogeography. Oecologia (Berl)19, 1-8.

Lauersen, K. (1980): Fugle i danske landbrugsområder, med analyse af nogle landskabselementers indflydelse på fuglenes fordeling. Dansk Ornithologisk Forening, Tidsskrift 1980 nr. 1-2, 11-26.

Løjtnant, B. (1980): Status over den danske flora. I Fredningsstyrelsen: Status over den danske plante- og dyreverden. 327-35.

Maarel, E. (1982): Biographical and Landcape-Ecological Planning of Nature Reserves. Persp. Landsc. Ecology. Proc. of Internat. Congress. Veldhoven, Holland 1981 227-235.

Mader, H.J. (1980): Die Verinselung der Landschaft aus tierökologischer Sicht. Natur und Landschaft. 55 Jahg. Hft. 3, März 1980, 91-96.

Mader, H.J. (1981): Untersuchen zum Einfluss der Fläschengrösse von Inselbiotopen auf deren Funktion als Trittstein oder Refugium. Ibid. 56 Jahg., Hft. 7/8, 235-242.

Mader, H.J. und M. Mühlenberg (1981): Artenzusammensetzung und Ressourcenangebot einer kleinflächigen Habitatinself, untersucht am Beispiel der Carabidenfauna. Pedobiologia 21, 46-59.

MacArthur, R.H. and E.O. Wilson (1967): The Theory of Island Biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton.

Mehlum, F. (1978): Utformning av naturreservater sett i lys av teorien om øyernes biografi. Fauna 31, 220-232.

Muus, B.J. (1981): Økologiske love og fredningsplanlægning. Naturfredningsrådet 1981, 1-24.

Møller, A.P. (1980): Landbrug og fugle - en oversigt. Dansk Ornithologisk forening, tidsskrift 1980 nr. 1-2, 1-10.

Nielsen, H.J. (1979): Naturlig regulation af artsdiversiteten indenfor dicotyledones og monocotyledones i nogle mindre midtjyske søer. Upubliceret speciale. Århus Universitet.

Pollard, E. and M.D. Hooper (1979): Hedges.

Pollard, E. and J. Relton (1970): Hedges, a Study of Small Mammals in Hedges and Cultivated Fields. Nat. Conc. Journ. Appl. Ecol. 7.

Ruthsatz, B. and W. Haber (1982): The significance of small-scale landscape elements in rural areas as refuges for endangered plant species. I Perspectives in Landscape Ecology, Proceedings of the International Congress organized by the Netherlands Society for Landscape Ecology. Veldhoven, The Netherlands, April 1981. 117-124.

Rørdam, C. og T. Møller (1981): Spredning af dyr på vandhuller. Foredrag holdt ved Vandhulsseminar på Sandbjerg Slot 14-16/12/81 arr. SPAR's Miljøfond.

Skriver, P. (1981): Vandhuller, moser og søer i Århus Kommune - en naturhistorisk undersøgelse af 1.345 vådlokaliteter. Århus.

Svensson, S. (1978): Storlek och isolering hos naturreservat: synspunkter på tillämpning av ekologisk teori. ANSER, Suppl. 3, 225-234. Lund.

Thiele, H.V. (1977): Carabid Beetles in their Environment. Zoophys. And Ecol. Vol 10.

Wanche, E. (1977): Springareas: ecology, vegetation and comments on similarity coefficients applied to plant communities. Holartic ecol., Vol 3,4, p. 233-333.

Ø-gruppen (1980): En ø-biografisk analyse af danske mergelgrave. Biologispeciale ved RUC dec. 1980. 180 s. + bilag. Upubliceret.